丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌和卵巢发育间的资源分配差异

赵吕权[1]，朱道弘[1,2,*]，曾杨[1]

（1. 中南林业科技大学昆虫行为与进化生态学实验室，长沙 410004；2. 湖南第一师范学院动物学实验室，长沙 410205）

摘要：丽斗蟋 *Velarifictorus ornatus* 具有明显的翅二型现象，长翅型与短翅型雌虫的卵巢和飞行肌存在着生理权衡。本研究分别应用蒽酮比色法、硫代磷酸香草醛法、考马斯亮蓝染液对羽化后 10 d 内两型雌虫飞行肌与卵巢内糖原、总脂及蛋白质含量进行了定量分析。结果表明：成虫羽化后 10 d 内，两型雌虫体重无明显差异($P>0.05$)，但短翅型雌虫怀卵量明显多于长翅型雌虫，而人工脱翅能够促进长翅型雌虫怀卵量增加($P<0.05$)。短翅型雌虫飞行肌内蛋白质、糖原及总脂含量在成虫羽化后 10 d 内无明显变化，但长翅型雌虫飞行肌内蛋白质在成虫羽化后 3 d 时达到最大值 564.4 ± 87.5 μg/♀，糖原与总脂含量分别于羽化后第 5 天达到最大值 85.2 ± 21.7 μg/♀和 5 284.7 ± 1 267.4 μg/♀。然后开始下降，各实验处理天数内，长翅型雌虫飞行肌内蛋白质、糖原及总脂含量都显著多于短翅型雌虫($P<0.05$)。相反，各处理天数内，短翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量则明显多于长翅型雌虫($P<0.05$)，同时虫龄对蛋白质、糖原及总脂在两型雌虫飞行肌与卵巢内分配也产生明显影响($P<0.05$)。人工脱翅能够促进长翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量增加，同时诱导飞行肌内蛋白质、糖原及总脂含量降低，其中总脂含量在脱翅后 10 d 时降为 2 394.9 ± 1 461.8 μg/♀，只有最大值的一半，而与短翅型雌虫相似($P>0.05$)，表明总脂为丽斗蟋飞行的主要能源物质。外用保幼激素Ⅲ能够促进长翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量增加($P<0.05$)，但对飞行肌内三者含量无明显影响($P>0.05$)，外用早熟素Ⅰ对短翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量亦无明显影响($P>0.05$)。上述结果表明，丽斗蟋长翅型雌虫首先将获得的资源用于发育飞行所需的飞行肌，短翅型雌虫则首先将所获得的资源用于发育繁殖所需的卵巢，但长翅型雌虫飞行肌与卵巢间的资源分配方式受保幼激素的影响。

关键词：丽斗蟋；翅二型；飞行肌；卵巢；资源分配

中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2012)09-1037-09

Differential allocation of resources to flight muscles and ovaries in different morphs of the wing-dimorphic cricket *Velarifictorus ornatus* (Orthoptera: Gryllidae)

ZHAO Lü-Quan[1], ZHU Dao-Hong[1,2,*], ZENG Yang[1] (1. Laboratory of Insect Behavior and Evolutionary Ecology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; 2. Laboratory of Zoology, Hunan First Normal University, Changsha 410205, China)

Abstract: The wing-dimorphic cricket *Velarifictorus ornatus* exists physiological trade-offs between flight muscles and ovarian development. In this study, we quantitatively analyzed the contents of protein, glycogen and total lipids in flight muscles and ovaries between the long-winged and short-winged females by coomassie brilliant blue G-250, anthrone method and sulphophosphovanillin method, respectively. At 10 d after adult emergence, there was no difference in body weight ($P>0.05$) but the short-winged females loaded more eggs than long-winged females ($P<0.05$). De-alation could stimulate the long-winged females to produce more eggs than the intact long-winged females ($P<0.05$). There was no variation in contents of protein, glycogen and total lipids in flight muscles of short-winged females after adult emergence but the protein content in flight muscles of long-winged females reached the maximum (564.4 ± 87.5 μg/♀) at day 3, while the contents of glycogen and total lipids also reached the maximum (85.2 ± 21.7 μg/♀, 5 284.7 ± 1 267.4 μg/♀, respectively) at day 5, and then the

基金项目：国家自然科学基金项目(31070586)；湖南省高校创新平台开放基金项目(12K068)；中南林业科技大学青年科学研究基金重点项目(QJ2010006A)

作者简介：赵吕权，男，1980 年生，江苏泗洪人，讲师，研究方向为昆虫进化生态学，E-mail：zhaolvquan80@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: daohongzhuja@yahoo.com.cn

收稿日期 Received：2012-05-21；接受日期 Accepted：2012-09-09

contents of protein, glycogen and total lipids decreased from day 5. The contents of protein, glycogen and total lipids in flight muscles of long-winged females were much more than those of short-winged females at 1, 3, 5 and 10 d after emergence ($P < 0.05$), while the contents of protein, glycogen and total lipids in ovaries of short-winged females were more than those of long-winged females after adult emergence ($P < 0.05$). Age had obvious effect on the allocation of protein, glycogen and total lipids between the flight muscles and ovaries ($P < 0.05$). De-alation stimulated the increase in the contents of protein, glycogen and total lipids in ovaries of long-winged females, while de-alation elicited the decrease in the contents of protein, glycogen and total lipids in flight muscles of long-winged females. At 10 d after de-alation, the contents of total lipids in flight muscles decreased to 2 394.9 ± 1 461.8 μg/♀, which was only half of the maximum and similar to that of the short-winged females. Application of juvenile hormone Ⅲ (JH Ⅲ) induced the increase in the contents of protein, glycogen and total lipids ($P < 0.05$) in the ovaries of long-winged females but had no effect on their contents in flight muscles ($P > 0.05$). Application of precocene Ⅰ had no effect on the contents of protein, glycogen and total lipids in ovaries of short-winged females ($P > 0.05$). These results indicate that long-winged females use resources preferentially for the development of flight muscles, but short-winged females use them for the development of the ovaries first, and application of juvenile hormone can change resource allocation between flight muscles and ovaries in long-winged females.

Key words: *Velarifictorus ornatus*; wing-dimorphism; flight muscles; ovary; resource allocation

翅多型是昆虫进化过程中普遍存在的一种表型多型性现象。翅多型现象在昆虫纲中广泛存在，至少存在于鞘翅目、双翅目、半翅目、同翅目、膜翅目、直翅目、鳞翅目、缨翅目等 10 目的昆虫中(Zera and Denno, 1997)。翅多型个体在形态上表现为长翅型个体后翅长于前翅，同时具备飞行能力，而短翅型个体的后翅短于前翅且也不具备飞行能力(Tanaka, 2001)。

翅多型个体不仅表现为形态上的差异，两型成虫在飞行与繁殖器官发育方面也存在明显差异。一般来说，短翅型雌虫产卵前期短、产卵量大；长翅型雌虫飞行肌发达、产卵前期长、产卵量相对较少(Zera and Denno, 1997; Cisper *et al*., 2000; Zhao *et al*., 2010)。曲脉姬蟋 *Modicogryllus confirmatus* 长翅型雌虫飞行肌在成虫羽化后 5 d 内，干重增加了 75%，短翅型雌虫飞行肌则无明显发育过程；相反，短翅型雌虫卵巢发育明显快于长翅型雌虫(Tanaka, 1993)。对部分翅多型昆虫来说，长翅型个体与短翅型个体在飞行肌与繁殖器官间的资源分配模式也存在不同，如沙蟋 *Gryllus firmus* 长翅型雌虫体内甘油三脂的含量明显多于短翅型雌虫(Zera *et al*., 1994)；麦长管蚜 *Sitobion avenae* 也表现出相似的规律(Xu *et al*., 2011)，也就是说，长翅型个体在成虫羽化后会首先合成与飞行有关的能源物质。对无翅红蝽 *Pyrrhocoris apterus* 来说，短翅型个体卵巢、精巢内的蛋白质含量明显多于长翅型个体，但是人工注射保幼激素能够明显提高长翅型个体卵巢与精巢内蛋白质含量，同时诱导飞行肌的降解，表明短翅型个体首先将所获得的资源用于发育繁殖器官，且两型成虫飞行肌与繁殖器官的资源分配受体内保幼激素的调控(Socha *et al*., 2004; Socha and Šula, 2008)。

丽斗蟋 *Velarifictorus ornatus* 具明显的翅二型现象，虽然短翅型雌虫与长翅型雌虫产卵前期间无明显差异，但长翅型雌虫在羽化当日飞行肌明显发达于短翅型雌虫，而产卵早期的产卵量明显少于短翅型雌虫，人工脱翅能够改变长翅型雌虫飞行肌与卵巢的发育模式(Zhao *et al*., 2010)。本研究以两型雌成虫飞行肌与卵巢为研究对象，分别检测长翅型与短翅型雌成虫飞行肌与卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量，同时辅以外用保幼激素及早熟素，以探讨丽斗蟋翅二型雌成虫飞行与繁殖发育生理权衡的物质基础，明确飞行肌与卵巢间资源分配模式差异及资源分配差异的内分泌控制机理。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

丽斗蟋若虫 2005 年 4 月采自株洲市郊(N27.8°, E113.2°)，采集的若虫带回实验室内进行累代饲养，本实验所用的样本全部来自本次采集标本饲养的后代，具体饲养方法参照赵吕权等

(2008)及 Zhao 等(2010)。丽斗蟋以若虫越冬，刚孵化的若虫置于短日条件饲养后，再转移至长日条件，能够明显促进若虫发育(赵吕权等，2008)。因此，本实验中将刚孵化的丽斗蟋若虫先置于温度25℃，相对湿度为70%，光周期12L:12D条件下饲养30 d后再转移至温度25℃，光周期16L:8D条件下继续饲养，以加快实验进程。

1.2　试剂和药品

蒽酮、正己烷、磷酸、甲醇、丙酮为国药集团化学试剂有限公司产品；硫酸钠为天津市博迪化工有限公司产品；葡萄糖为天津市大茂化学试剂厂产品；乙醇为天津市富宇精细化工有限公司产品；硫酸为湖南省株洲市化学工业研究所产品；氯化钠为天津市北方天医化学试剂厂产品；三氯甲烷为衡阳市凯信化工试剂有限公司产品，以上试剂均为分析纯。保幼激素Ⅲ(纯度>65%)和早熟素Ⅰ(纯度≥99%)购自 Sigma-Aldrich 公司。

1.3　成虫体重及怀卵量调查

丽斗蟋成虫羽化后，短翅型雌成虫分别单独饲养，长翅型雌成虫则分为两组：一组于羽化当日用镊子轻轻取下后翅(下称“脱翅型”)；另一组则继续保持完整长翅。分别于羽化后1，3，5和10 d的上午9:00左右，用电子天平称量其体重(0.0001 g)。为调查成虫的怀卵量，于羽化后1，3，5和10 d对其进行解剖，计数卵巢内怀卵量。每组实验处理1次，每次处理有10~15个个体重复。

1.4　保幼激素及早熟素注射处理

将10 mg保幼激素Ⅲ和1 g早熟素Ⅰ溶解于丙酮内，然后将含有保幼激素和早熟素的溶液分成若干份后置于冻干机内冻干，最后将保幼激素和早熟素存于低温冰箱(-20℃)内备用。使用前再将保幼激素溶于丙酮制成1，5，10和25 μg/μL，将早熟素溶于丙酮制成1，5，10，25，50和100 μg/μL的样品。于成虫羽化后12 h内从腹间节第2~3节间用微量注射器注入，注射前，丽斗蟋成虫用冰块麻醉1 min左右，以减少注射行为对虫体损伤。完整长翅与脱翅型雌虫注射保幼激素的剂量分别为1，5，10和25 μg；短翅型雌虫注射早熟素的剂量分别为1，5，10，25，50和100 μg，以仅注射1 μL丙酮为对照组。每组实验处理1次，每次处理有10~15个个体重复。

1.5　糖原、总脂及蛋白质样品制备及含量测定

丽斗蟋成虫羽化后，于羽化后第1，3，5和10天将成虫置于-20℃的冰箱内冷冻24 h后取出，以易于解剖时取出飞行肌和卵巢。解剖时小心取出成虫飞行肌和卵巢，取出的飞行肌和卵巢按 Lorenz (2003)的方法抽提其内蛋白质、糖原及总脂。

蛋白质含量测定方法为：取待测样品加入试管中，以磷酸盐缓冲液补足至150 μL，再加入考马斯亮蓝染液2.85 μL，于紫外分光光度计595 nm处测定吸光度，以牛血清白蛋白为标样，计算样品中蛋白质含量。总脂测定参照 Lorenz (2003)方法，略有修改，取待测样品加入一带塞子的试管中，以正己烷补足到1 000 μL，再加入纯硫酸1 mL于沸水浴中煮沸10 min，常温冷却后加入5 mL磷酸香草醛溶液(57%磷酸溶液中制得香草醛浓度为0.2%的磷酸香草醛溶液)，于530 nm处测定其吸光度，以胆固醇为标样。糖原用蒽酮比色法测定，以葡萄糖为标样(冯慧，1989)。

1.6　数据统计与分析

数据分析采用方差分析(ANOVA)，所用软件为 SPSS13.0。数据和图表中的结果用平均值±标准误表示。

2　结果与分析

2.1　丽斗蟋长翅、短翅及脱翅型雌虫体重及怀卵量比较

丽斗蟋长翅、短翅及脱翅型雌虫在成虫羽化后10 d内的身体鲜重变化模式如图1所示。短翅和脱翅型雌虫在成虫羽化后，体重略微增加；长翅型雌虫在成虫羽化后3 d时，体重略微增加，尔后，体

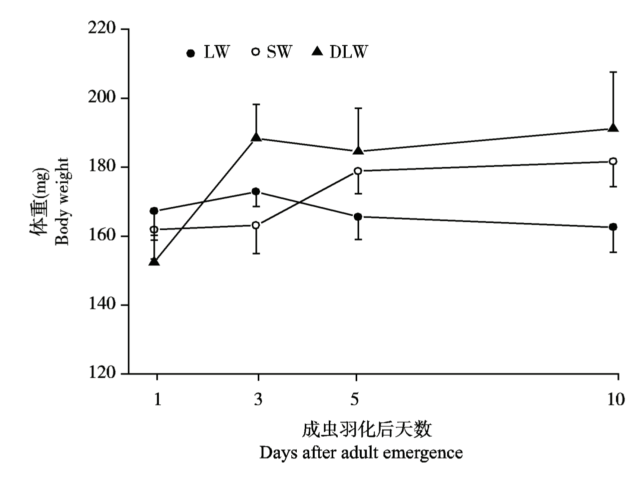


图1　丽斗蟋长翅型(LW)、短翅型(SW)及脱翅型(DLW)雌成虫羽化后10 d内身体鲜重随时间的动态变化

Fig. 1　Temporal changes in wet body weight in 1-10 day-old long-winged (LW), short-winged (SW) and de-alated long-winged (DLW) females of *Velarifictorus ornatus*

重开始减轻。方差分析表明，长翅、短翅及脱翅型雌虫身体鲜重在成虫羽化后 10 d 内无明显差异（ANOVA, $P > 0.05$）。

长翅型雌虫在成虫羽化后 5 d 内未怀卵，短翅型雌虫的怀卵量为 73.5 ± 20.2 粒（平均值 ± *SD*，下同），而脱翅型雌虫的怀卵量则达 132.5 ± 22.6 粒，方差分析表明，脱翅型雌虫怀卵量明显多于短翅型雌虫，而短翅型雌虫怀卵量又明显多于长翅型雌虫（$P < 0.01$）（图 2）。成虫羽化后 10 d 时，长翅、短翅及脱翅型雌虫怀卵量同样存在显著差异，短翅型雌虫怀卵量明显多于长翅型雌虫怀卵量，脱翅型雌虫怀卵量则显著多于短翅型雌虫怀卵量（$P < 0.01$）（图 2）。

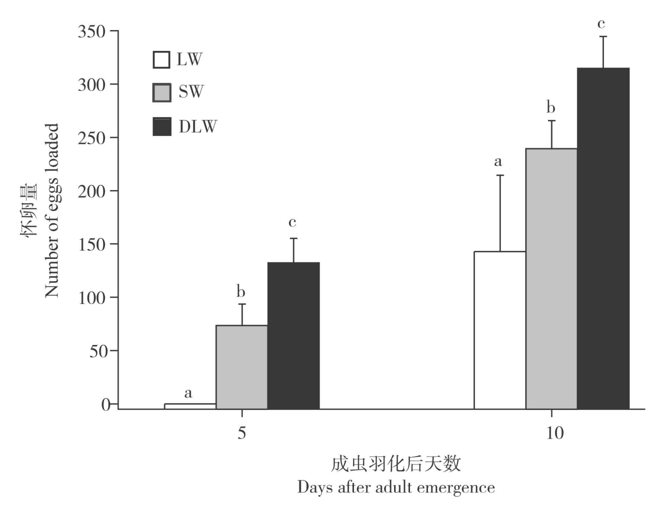


图 2 丽斗蟋长翅型（LW）、短翅型（SW）及脱翅型（DLW）雌成虫羽化后 5 d 和 10 d 内平均怀卵量

Fig. 2 Mean number of eggs loaded in 5 and 10 day-old long-winged (LW), short-winged (SW) and de-alated long-winged (DLW) female adults of *Velarifictorus ornatus*

图中数值为平均值 ± 标准差，柱上不同字母表示相同天数不同翅型雌成虫间存在显著差异（ANOVA, $P < 0.05$）；下同。Data in the figure are mean ± *SD*. Different letters above bars within a group indicate significant difference between LW, SW and DLW at the same day old (ANOVA, $P < 0.05$). The same below.

2.2 丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌与卵巢内蛋白质含量的动态变化

蛋白质含量在丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌与卵巢内的动态变化如图 3 所示。长翅型雌虫飞行肌内蛋白质含量在成虫羽化后 3 d 时有一个明显增加的过程，从第 1 天的 349.8 ± 31.3 μg/♀增加到 564.4 ± 87.5 μg/♀，尔后，开始出现减少。短翅型雌虫飞行肌内蛋白质在成虫羽化后也略有增加，但无论是羽化后第 1 天还是羽化后第 10 天，各处理组短翅型雌虫飞行肌内蛋白质含量无明显差异（$P > 0.05$）（图 3：A），且短翅型雌虫飞行肌内蛋白质含量都明显少于长翅型雌虫飞行肌内蛋白质含量（$P < 0.01$）（图 3：A）。脱翅型雌虫飞行肌内蛋白质含量只有在成虫羽化后第 10 天显著低于完整长翅型雌虫（$P < 0.05$）（图 3：A），其他处理天数内，脱翅型雌虫飞行肌内蛋白质含量都明显多于短翅型雌虫而与完整长翅型雌虫相似（$P > 0.05$）（图 3：A）。两型雌虫卵巢内蛋白质含量变化与飞行肌内蛋白质含量变化过程截然相反，虽然成虫羽化后 1 d 时，长翅型雌虫卵巢内蛋白质含量多于短翅型雌虫（$P > 0.05$）（图 3：B），但第 3 天开始，短翅型雌虫卵巢内蛋白质含量都显著多于长翅型雌虫卵巢内蛋白质含量（$P < 0.05$）（图 3：B）。另外，脱翅型雌虫卵巢内蛋白质含量也要多于完整长翅型雌虫卵巢内蛋白质含量而与短翅型雌虫卵巢内蛋白质含量相似（图 3：B）。方差分析表明，蛋白质在丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌与卵巢内的分配模式存在显著差异，虫龄对蛋白质分配模式也产生明显影响，但翅型与虫龄对蛋白质的分配模式未产生交互作用（表 1）。

2.3 丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌与卵巢内糖原含量的动态变化

糖原在丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌与卵巢内的动态变化过程与蛋白质不完全相同。长翅型雌虫飞行肌内糖原含量于羽化后第 5 天达到最大值（从 23.9 ± 4.4 μg/♀增加到 85.2 ± 21.7 μg/♀），随后飞行肌内糖原含量出现明显减少的过程（图 3：C）；短翅型雌虫飞行肌内糖原含量在成虫羽化后虽然也有一个增加过程，但各处理天数内，飞行肌内糖原含量都明显少于长翅型雌虫飞行肌内糖原含量（$P < 0.01$）（图 3：C）。长翅与短翅型雌虫卵巢内糖原含量于成虫羽化后第 1 和 3 天皆无明显差异（$P > 0.05$）（图 3：D），第 5 天时，短翅型雌虫卵巢内糖原含量明显多于长翅型雌虫卵巢内糖原含量（$P < 0.05$）（图 3：D），但与脱翅型雌虫卵巢内糖原含量无明显差异（$P > 0.05$）（图 3：D）；第 10 天时，也表现出相似的结果（图 3：D）。脱翅型雌虫飞行肌内糖原含量变化与完整长翅型雌虫相似，而卵巢内糖原含量的变化则与短翅型雌虫相似（图 3：C，D）。方差分析表明，糖原在丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌与卵巢间的分配同样存在显著差异，虫龄对其分配模式也产生明显影响，但翅型与虫龄对糖原的分配模式未产生交互作用（表 1）。

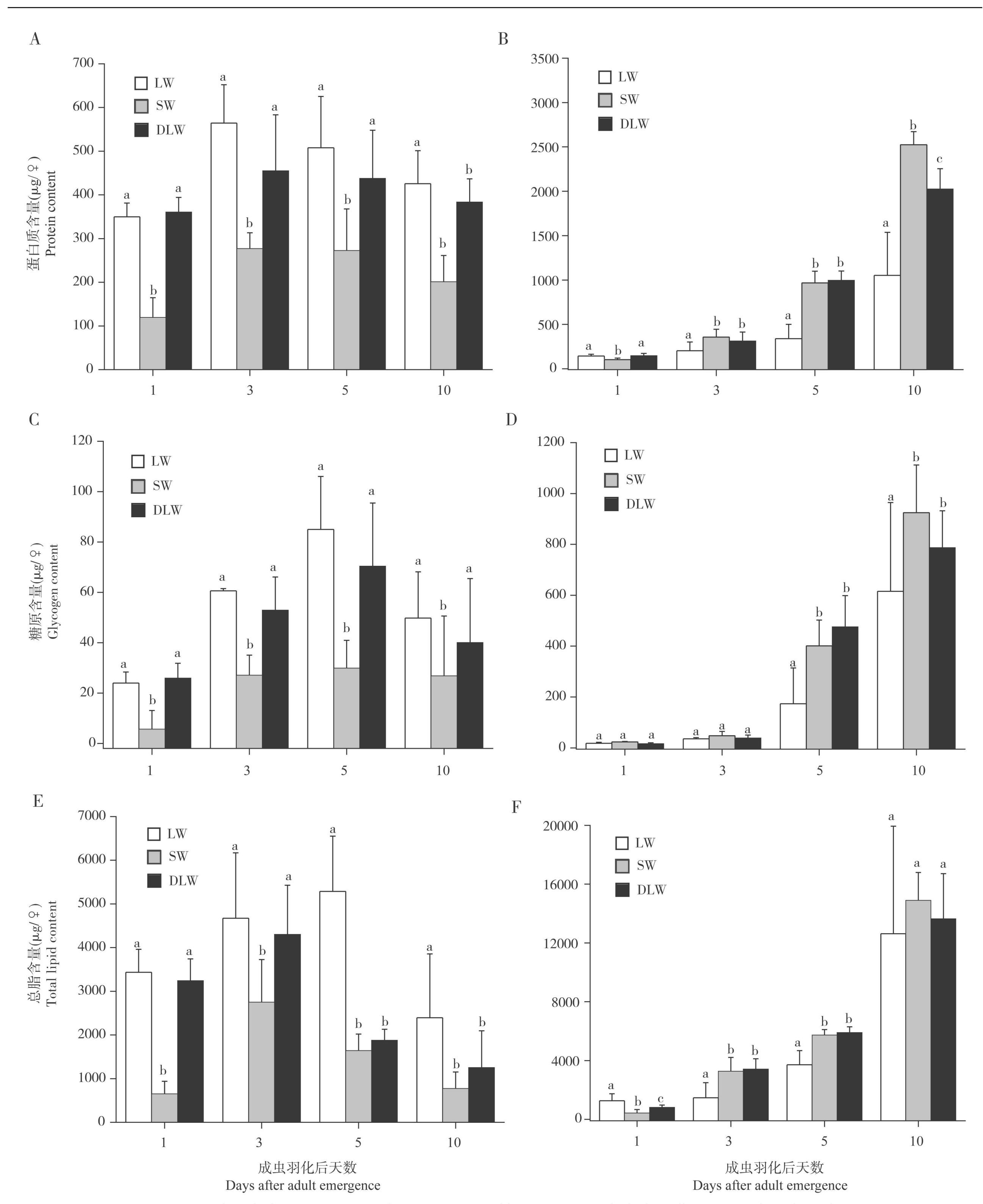


图 3　丽斗蟋长翅型(LW)、短翅型(SW)及脱翅型(DLW)雌成虫羽化后 10 d 内飞行肌与卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的动态变化

Fig. 3　Temporal changes in contents of protein, glycogen and total lipids in flight muscles and ovaries in 1 – 10 day-old long-winged (LW), short-winged (SW) and de-alated long-winged (DLW) female adults of *Velarifictorus ornatus*

A：飞行肌内蛋白质含量 Protein content in flight muscles；B：卵巢内蛋白质含量 Protein content in ovaries；C：飞行肌内糖原含量 Glycogen content in flight muscles；D：卵巢内糖原含量 Glycogen content in ovaries；E：飞行肌内总脂含量 Total lipid content in flight muscles；F：卵巢内总脂含量 Total lipid content in ovaries.

表 1 丽斗蟋长翅型、短翅型及脱翅型雌成虫飞行肌与卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的方差分析

Table 1 Analysis of variance (ANOVA) on the contents of protein, glycogen and total lipids in flight muscles and ovaries of long-winged, short-winged and de-alated long-winged female adults of *Velarifictorus ornatus*

变异来源 Source of variation	自由度 *df*	*F* 值 蛋白质 Protein	糖原 Glycogen	总脂 Total lipids
卵巢 Ovary				
翅型 Wing morphism	2	90.78**	9.81**	4.13*
虫龄 Age	3	536.95**	204.58**	143.29**
翅型×虫龄 Wing morphism×age	6	33.39**	4.39**	1.27
飞行肌 Flight muscles				
翅型 Wing morphism	2	89.59**	32.13**	55.11**
虫龄 Age	3	23.28**	19.81**	30.99**
翅型×虫龄 Wing morphism×age	6	8.59**	11.26**	5.13**

* 显著差异 Significant difference (ANOVA, $P<0.05$); ** 极显著差异 Extremely significant difference (ANOVA, $P<0.01$).

2.4 丽斗蟋翅二型雌虫飞行肌与卵巢内总脂含量的动态变化

成虫羽化后 1 d 时，长翅型雌虫飞行肌内总脂含量为 3 434.5 ±528.4 μg/♀，第 5 天时达到最大值 5 284.7 ±1 267.4 μg/♀，随后出现了明显减少过程，第 10 天时，飞行肌内总脂只有第 5 天的一半，且明显少于第 3 天及第 5 天的总脂含量，但各处理天数内，长翅型雌虫飞行肌内总脂含量都显著多于短翅型雌虫飞行肌内总脂含量($P<0.05$)(图 3：E)。脱翅明显改变了总脂在长翅型雌虫飞行肌内的分配模式，脱翅型雌虫飞行肌内总脂含量在成虫羽化后 1 和 3 d 时，与完整长翅型雌虫飞行肌内总脂含量无明显差异($P>0.05$)(图 3：E)，但第 5 和 10 天时，脱翅型雌虫飞行肌内总脂含量出现了明显减少，其含量明显少于完整长翅型雌虫飞行肌内总脂含量($P<0.05$)(图 3：E)，而与短翅型雌虫飞行肌内总脂含量相似($P>0.05$)(图 3：E)。

总脂在翅二型雌虫卵巢内分配模式与飞行肌内分配模式完全相反，成虫羽化后 1 d 时，长翅型雌虫卵巢内总脂含量为 1 262.3 ±479.67 μg/♀，略多于短翅型雌虫卵巢内总脂含量，第 3 和第 5 天时，与糖原和蛋白质含量相似，短翅型雌虫卵巢内总脂含量显著多于长翅型雌虫卵巢内总脂含量(ANOVA, $P<0.05$)(图 3：F)，第 10 天时，短翅型雌虫与长翅型雌虫卵巢内总脂含量都出现了一个明显增加过程，分别达到了 14 900.4 ±1 889.8 和 12 631.3 ±7 315.7 μg/♀，虽然短翅型雌虫卵巢内总脂含量大于长翅型雌虫卵巢内总脂含量，但两者之间并无明显差异(*t*-检验，$P>0.05$)(图 3：F)。长翅型雌虫脱翅后，卵巢内总脂含量与短翅型雌虫相似，第 3 和 5 天时，脱翅型雌虫卵巢内总脂含量明显多于完整长翅型雌虫而与短翅型雌虫相似(ANOVA, $P>0.05$)(图 3：F)。

2.5 保幼激素对丽斗蟋长翅型雌虫飞行肌与卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的影响

为调查丽斗蟋长翅与短翅型雌虫飞行肌与卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量动态变化的控制机理，于成虫羽化当日注射不等剂量的保幼激素，以仅注射丙酮为对照组，探讨外用保幼激素对飞行肌与卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的影响。注射保幼激素对长翅型雌虫飞行肌内蛋白质、糖原及总脂含量皆无明显影响，蛋白质、糖原及总脂含量与只注射丙酮的对照组皆无明显差异($P>0.05$)(表 2)。注射保幼激素后，长翅型雌虫卵巢内蛋白质含量明显增加，各处理组卵巢内蛋白质含量显著大于对照组($P<0.05$)(表 2)。外用保幼激素对卵巢内糖原含量的影响与蛋白质表现出相似的趋势，处理组卵巢内糖原含量分别为：90.4 ± 23.4，50.2 ± 24.7，100.5 ±67.8 和 133.0 ±86.9 μg/♀，而对照组糖原含量仅为 31.9 ±20.5 μg/♀，虽然 5 μg 处理组与对照组无明显差异($P>0.05$)(表 2)，但其他 3 个处理组都明显高于对照组($P<0.05$)(表 2)。外用保幼激素对卵巢内总脂含量的影响与对蛋白质及糖原的影响表现出不同的结果，虽然各处理组内总脂含量在数值上都大于对照组，但只有注射 10 μg 的处理组与对照组存在统计差异($P<0.05$)(表 2)，5 μg与 25 μg 处理组与对照组无明显差异($P>0.05$)(表 2)。

2.6　早熟素对丽斗蟋短翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的影响

短翅型雌虫注射早熟素Ⅰ后，对照组卵巢内蛋白质含量与各处理组卵巢内蛋白质含量皆无明显差异($P>0.05$)(表3)；糖原及总脂与蛋白质表现出相似规律，处理组与对照组也无明显差异($P>0.05$)(表3)。

表2　外用保幼激素Ⅲ对丽斗蟋长翅型雌成虫飞行肌与卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的影响

Table 2　Effect of application of juvenile hormone (JH) Ⅲ on the contents of protein, glycogen and total lipids in flight muscles and ovaries of long-winged female adults of *Velarifictorus ornatus*

剂量	飞行肌 Flight muscles			卵巢 Ovaries		
	蛋白质(μg/♀) Protein	糖原(μg/♀) Glycogen	总脂(μg/♀) Total lipids	蛋白质(μg/♀) Protein	糖原(μg/♀) Glycogen	总脂(μg/♀) Total lipids
CK (μL)						
1	235.6 ±60.3 a	21.4 ±9.1 a	1 615.3 ±524.0 a	196.4 ±106.6 a	31.9 ±20.5 a	6 218.9 ±3 513.9 a
保幼激素 JHⅢ (μg)						
1	212.6 ±75.7 a	20.4 ±5.9 a	1 335.3 ±680.3 a	491.7 ±67.7 bc	90.4 ±23.4 bc	–
5	208.3 ±50.8 a	20.0 ±6.8 a	1 195.7 ±362.6 a	378.5 ±157.2 c	50.2 ±24.7 ac	7 944.3 ±3 107.3 ab
10	265.3 ±40.8 a	18.4 ±6.5 a	1 502.3 ±353.3 a	548.6 ±146.2 b	100.5 ±67.8 b	9 444.1 ±2 765.3 b
25	181.1 ±71.7 a	20.2 ±1.3 a	1 985.9 ±840.9 a	381.0 ±171.2 c	133.0 ±86.9 b	7 074.5 ±4 135.9 ab

CK：丙酮 Acetone. 表中数据为平均数±标准差，相同处理组间不同字母表示存在显著差异（方差分析，$P<0.05$）。Data in the table are mean ± *SD*, and those with different letters within a group indicate significant difference (ANOVA, $P<0.05$). 表3同 The same for Table 3.

表3　外用早熟素Ⅰ对丽斗蟋短翅型雌成虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的影响

Table 3　Effect of application of precocene Ⅰ on the contents of protein, glycogen and total lipids in ovaries of short-winged female adults of *Velarifictorus ornatus*

剂量 Dose	蛋白质 (μg/♀) Protein	糖原 (μg/♀) Glycogen	总脂 (μg/♀) Total lipids
CK (μL)			
1	347.7 ±135.6 a	43.9 ±23.4 a	5 240.4 ±934.5 a
早熟素 Procoene Ⅰ (μg)			
1	469.5 ±105.6 a	46.4 ±30.7 a	6 450.8 ±1 913.2 a
5	222.8 ±181.8 a	35.0 ±22.4 a	5 686.2 ±1 154.7 a
10	320.6 ±127.7 a	43.6 ±25.1 a	6 940.3 ±3 925.7 a
25	351.9 ±116.1 a	49.3 ±21.1 a	5 339.9 ±2 469.5 a
50	268.1 ±103.2 a	56.2 ±24.9 a	5 385.7 ±2 147.6 a
100	235.6 ±123.9 a	40.3 ±19.0 a	4 031.4 ±2 359.9 a

3　讨论

具翅二型现象的昆虫，长翅与短翅型个体在形态学方面，特别是翅及飞行肌发达程度上存在明显差异(Zera and Denno, 1997)。丽斗蟋成虫羽化当日，长翅型个体飞行肌占整个体重的11%，而短翅型个体仅占5%，同时在成虫羽化后5 d内，长翅型雌虫飞行肌增加了60%，而短翅型雌虫飞行肌则无明显变化(Zhao *et al*., 2010)。本研究结果表明，成虫羽化后长翅型雌虫与短翅型雌虫体重无明显差异(图1)，但成虫羽化后5 和10 d时，短翅型雌虫怀卵量明显多于长翅型雌虫(图2)，而脱翅则能够促进长翅型雌虫怀卵量增加从而使其怀卵量明显多于完整长翅型雌虫怀卵量(图2)，另外，脱翅能够诱发长翅型雌虫飞行肌降解(Zhao *et al*., 2010)。上

述分析表明，丽斗蟋翅二型雌虫在飞行肌与卵巢间的发育模式存在差异，即长翅型雌虫首先发育用于飞行的飞行肌而短翅型雌虫则首先发育卵巢，脱翅则能够改变长翅型雌虫飞行肌与卵巢的发育模式。同为斗蟋属的长颚斗蟋 *V. asperses* 也表现出相似的结果(曾杨等，2012)。

Socha 和 Šula(2008)对无翅红蝽 *P. apterus* 的研究结果表明，长翅型个体飞行肌内蛋白质含量明显多于短翅型个体，而繁殖器官则完全相反，短翅型雌虫卵巢内蛋白质含量明显多于长翅型雌虫，短翅型雄虫精巢与附腺内蛋白质含量则显著多于长翅型雄虫。丽斗蟋成虫羽化后，长翅型雌虫飞行肌内蛋白质、糖原及总脂含量明显多于短翅型雌虫，短翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量则显著多于长翅型雌虫，但脱翅能够诱导长翅型雌虫飞行肌内蛋白质、糖原及总脂含量降低，促进短翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原及总脂含量的增加(图 3)，表明长翅型雌虫首先将获得的资源用于发育飞行肌而短翅型雌虫则首先将获得的资源用于发育卵巢，但脱翅能够改变长翅型雌虫飞行肌与卵巢间资源分配模式。上述结果与 Socha 和 Šula (2008)对无翅红蝽 *P. apterus* 的研究基本吻合。但 Zera 等(1994)以沙蟋 *G. firmus* 为研究材料探讨了长翅型与短翅型个体体内资源分配差异，结果表明，长翅型个体体内甘油三酯含量明显多于短翅型个体，碳水化合物则完全相反，而氮及含水量在两型间无明显差异。本文的研究结果与上述结论并不一致，造成上述差异的原因可能源自研究对象的不同，Zera 等(1994)以完整的长翅型和短翅型个体为研究对象，而本文则是将飞行肌与卵巢分别作为研究对象。

长翅型雌虫飞行肌内蛋白质含量于羽化后第 3 天达到最大值，糖原与总脂含量则于羽化后第 5 天才达到最大值，与飞行肌鲜重最大值出现时间相吻合(Zhao *et al.*, 2010)。蛋白质与糖原和总脂最大值出现时间差异可能与丽斗蟋飞行所需能源物质有关，对粘虫 *Mythimna separata* 的研究结果表明，昆虫飞行过程中，糖原和总脂是其飞行所需的主要能源物质，而蛋白质在飞行过程中并未起到作用(曹雅忠等，1995)。长翅型雌虫脱翅后，飞行肌内蛋白质及糖原含量会出现明显下降，这是由飞行肌降解引起的，但长翅型雌虫脱翅后，飞行肌内总脂含量下降幅度明显大于蛋白质及糖原，脱翅后第 10 天，脱翅个体飞行肌内总脂含量明显少于完整长翅型雌虫飞行肌内总脂的量，而与短翅型雌虫相似(图 3：E)；同时，完整长翅型雌虫飞行肌内总脂含量于第 10 天时也出现明显下降，只有最大值的一半，上述现象与总脂为昆虫飞行主要能源物质有关。Zera 等(1999)研究结果表明，脂类为 *Gryllus* 属蟋蟀飞行的主要能源物质。本文的研究结果表明，虽然长翅型雌虫飞行肌内蛋白质、糖原及总脂含量明显多于短翅型雌虫，但 3 个能源物质中总脂含量最大值达到 5 284.7 ± 1267.4 μg/♀，而蛋白质及糖原的含量则分别只有 564.4 ± 87.5 μg/♀，85.2 ± 21.6 μg/♀，表明丽斗蟋长翅型雌虫飞行能量同样来源于总脂，这与 *Gryllus* 属完全一致。曹雅忠等(1995)对粘虫 *M. separata* 的研究结果表明，脂肪消耗量与飞行时间及距离成正比，脂肪消耗量占体重消耗量的 60%，即脂肪是粘虫长距离飞行的主要能源物质；吴孔明和郭予元(1998)对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的研究结果也得到了相似的结果。

Tanaka(1994)对曲脉姬蟋 *M. confirmatus* 外用保幼激素类似物处理后能够在诱导飞行肌降解的同时促进卵巢发育，表明昆虫飞行肌与卵巢发育受体内保幼激素调控。对无翅红蝽 *P. apterus* 长翅型雄虫而言，外用保幼激素类似物能够促进附腺内蛋白质含量提高，表明外用保幼激素能够改变长翅雄虫附腺内资源分配模式(Socha *et al.*, 2004)。本研究结果表明，外用保幼激素Ⅲ能够显著提高丽斗蟋长翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原含量，对卵巢内总脂含量的影响与处理的剂量有关，这一结果与外用保幼激素对卵巢快速发育一致，进一步证明，外用保幼激素影响了蛋白质、糖原及总脂在卵巢内的分配模式，进而促进了卵巢的快速发育。但外用保幼激素对飞行肌内蛋白质、糖原及总脂的含量皆无明显影响，结果与相关报道不同。对无翅红蝽 *P. apterus* 外用保幼激素类似物后，虽然未调查卵巢内蛋白质含量的变化，但能够明显降低长翅个体飞行肌内蛋白质含量(Socha and Šula, 2006)。外用保幼激素对曲脉姬蟋 *M. confirmatus* 长翅型雌虫飞行肌的影响表现为有与无的关系，即只要长翅型雌虫体内保幼激素的增加就会引起飞行肌的降解，对卵巢发育的影响则需持续的剂量(Tanaka, 1994)。丽斗蟋外用保幼激素后，卵巢内蛋白质、糖原及总脂的含量出现明显增加，虽然飞行肌也出现了降解(数据未显示)，但飞行肌内蛋白质及糖原含量却并没有出现减少，造成上述现象的原因有待进一步深入探讨。

外用早熟素 I 后，短翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原、总脂与对照组均无明显差异(表 3)，表明早熟素对短翅型个体繁殖器官内蛋白质、糖原、总脂合成无明显影响。这一结果与 Tanaka(1994)对曲脉姬蟋 *M. confirmatus* 的研究结果相似，对曲脉姬蟋 *M. confirmatus* 人工注射 20-羟基蜕皮酮后，对其飞行肌及卵巢的发育皆无明显影响。而对双斑蟋 *G. bimaculatus* 人工注射激脂激素(adipokinetic hormone)能够明显抑制卵巢发育及降低体内总脂与蛋白质含量(Lorenz, 2003)。对丽斗蟋短翅型雌虫而言，虽然外用早熟素能够抑制短翅型雌虫卵巢发育，但是抑制效果与剂量有关，表明早熟素只是对咽侧体分泌保幼激素起到了抑制作用，可能没有对咽侧体起到完全破坏作用，因而对短翅型雌虫卵巢内蛋白质、糖原、总脂的合成没有抑制作用。

参考文献(References)

Cao YZ, Luo LZ, Li GB, Hu Y, 1995. The relationship between utilization of energy materials and sustained flight in the moths of oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 38(3): 290-295. [曹雅忠, 罗礼智, 李光博, 胡毅, 1995. 粘虫飞翔能源物质及其消耗. 昆虫学报, 38(3): 290-295]

Cisper G, Zera AJ, Borst DW, 2000. Juvenile hormone titer and morph-specific reproduction in the wing-polymorphic cricket, *Gryllus firmus*. *J. Insect Physiol.*, 46: 585-596.

Feng H, 1989. Analytic Methods in Insect Biochemistry. Agriculture Press, Beijing. 8-10. [冯慧, 1989. 昆虫生物化学分析方法. 北京: 农业出版社. 8-10]

Lorenz MW, 2003. Adipokinetic hormone inhibits the formation of energy stores and egg production in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Comp. Biochem. Phys. B*, 136: 197-206.

Socha R, Šula J, 2006. Flight muscles polymorphism in a flightless bug, *Pyrrhocoris apterus* (L.): developmental pattern, biochemical profile and endocrine control. *J. Insect Physiol.*, 52: 231-239.

Socha R, Šula J, 2008. Differential allocation of protein resources to flight muscles and reproductive organs in the flightless wing-polymorphic bug, *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera). *J. Comp. Physiol. B*, 178: 179-188.

Socha R, Šula J, Kodrik D, 2004. Wing morph-related differences in developmental pattern of accessory gland protein in adult males of *Pyrrhocoris apterus* (L.) and their endocrine control. *J. Insect Physiol.*, 50: 893-901.

Tanaka S, 1993. Allocation of resources to egg production and flight muscle development in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. *J. Insect Physiol.*, 39: 493-498.

Tanaka S, 1994. Endocrine control of ovarian development and flight muscle histolysis in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. *J. Insect Physiol.*, 40(6): 483-490.

Tanaka S, 2001. Effects of suppressed oviposition activity and flight muscle histolysis on food consumption and ovarian development in a wing-dimorphic cricket: an explanation for sporadic conclusions related to physiological trade-offs. *J. Insect Physiol.*, 47: 83-94.

Wu KM, Guo YY, 1998. The relationship between utilization of energy substances and sustained flight in cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomologica Sinica*, 41(1): 15-20. [吴孔明, 郭予元, 1998. 棉铃虫飞翔的能源物质及消耗. 昆虫学报, 41(1): 15-20]

Xu XL, Liu XX, Zhang QW, Wu JX, 2011. Morph-specific differences in biochemical composition related to flight capability in the wing-polyphenic *Sitobion avenae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 138(2): 128-136.

Zeng Y, Zhu DH, Zhao LQ, 2012. Comparison of flight muscle development, fecundity and longevity between long-winged and short-winged female adult of *Velarifictorus asperses* (Orthoptera: Gryllidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(2): 241-246. [曾杨, 朱道弘, 赵吕权, 2012. 长颚斗蟋长翅和短翅型雌成虫飞行肌发育、生殖力及寿命的比较. 昆虫学报, 55(2): 241-246]

Zera AJ, Denno RF, 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 42: 207-230.

Zera AJ, Mole S, Rokke K, 1994. Lipid, carbohydrate and nitrogen content of long- and short-winged *Gryllus firmus*: implication for the physiological cost of flight capability. *J. Insect Physiol.*, 40: 1037-1044.

Zera AJ, Sall J, Otto K, 1999. Biochemical aspects of flight and flightlessness in *Gryllus*: flight fuels, enzyme activities and electrophoretic profiles of flight muscles from flight-capable and flightless morphs. *J. Insect Physiol.*, 45: 275-285.

Zhao LQ, Zhu DH, He YY, 2008. Effects of changing photoperiod on nymphal development in a cricket (*Velarifictonus ornatus*). *Acta Ecologica Sinica*, 28(1): 253-259. [赵吕权, 朱道弘, 贺一原, 阳艳萍, 2008. 变化光周期对丽斗蟋(*Velarifictonus ornatus*)若虫发育的影响. 生态学报, 28(1): 253-259]

Zhao LQ, Zhu DH, Zeng Y, 2010. Physiological trade-offs between flight muscle and reproductive development in the wing-dimorphic cricket *Velarifictorus ornatus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 135: 288-294.

(责任编辑: 武晓颖)